

**REMARQUES SUR LA CLASSIFICATION
DE LA FAMILLE DES PAGURIDAE
ET SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE
D'IRIDOPAGURUS DE SAINT LAURENT.
DIAGNOSE D'ANAPAGRIDES GEN. NOV.**

PAR MICHÈLE DE SAINT LAURENT-DECHANCÉ

Dans une note précédente¹, nous avons établi le genre *Iridopagurus* et décrit ou redécrit les espèces qui le composent. Ce genre présentant, par rapport à l'ensemble des Paguridae, plusieurs caractères originaux, il nous paraissait nécessaire de rechercher ses affinités.

Nous avons tenu compte dans cette recherche du riche matériel indo-pacifique dont nous disposons actuellement et qui provient des récoltes de l'*Albatross*, du *Siboga*, de la *Galathea* et des expéditions du Dr. MORTENSEN. Son examen nous a montré qu'il comprenait des genres jusqu'à présent mal connus et plusieurs genres nouveaux, et son étude complète permettra certainement une meilleure compréhension de la systématique de ce groupe, mais exigera plusieurs années.

Nous exposerons simplement ici les réflexions suscitées par l'étude partielle de ce matériel, dans le cadre de la recherche des affinités du genre *Iridopagurus*. Nous donnerons en outre une diagnose du genre nouveau *Anapagrides*, qui nous a paru le plus proche d'*Iridopagurus*.

La classification des Paguridae.

Plusieurs systèmes de classification ont été proposés pour les Crustacés Pagurides, mais l'on s'accorde maintenant pour attribuer une valeur phylétique certaine à leur séparation en deux groupes correspondant aux séries eupagurienne et pagurienne établies par ORTMANN en 1892 et adoptées par BOUVIER en 1940, que MACDONALD, PIKE et WILLIAMSON ont élevés en 1957 au rang de superfamilles, sous les noms de Coenobitoidea et de Paguroidea. Nous suivons ces auteurs dans cette distinction, que justifient entièrement de nombreux caractères anatomiques et morphologiques, tant chez les larves que chez les adultes.

Les Paguroidea sont eux-mêmes actuellement séparés en deux familles : les Paguridae et les Lithodidae ; dans un travail en cours, nous nous

1. *Iridopagurus*, genre nouveau de Paguridae (Crustacés Décapodes) des mers tropicales américaines. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 2^e sér., **38**, pp. 151-173, fig. 1-38.

proposons de distinguer à l'intérieur des Paguroidea une troisième famille, celle des Parapaguridae, comprenant *Parapagurus* et trois genres apparentés. La famille des Paguridae ainsi restreinte se compose d'une vingtaine de genres décrits, dont les limites sont souvent imprécises ; les groupements génériques dans cette famille ont en effet été fondés jusqu'à présent soit sur la présence de pléopodes pairs sur les premiers segments abdominaux chez les mâles ou chez les femelles, soit sur la présence de tubes sexuels de forme ou d'orientation diverses sur les coxae du dernier segment thoracique des mâles, à droite, ou à gauche, ou des deux côtés. Malgré leur intérêt pratique en systématique ces critères sont souvent insuffisants. Ils ont en particulier conduit à placer par élimination les très nombreuses espèces dépourvues de pléopodes pairs et de tubes sexuels dans un genre unique, *Pagurus*, manifestement hétérogène. De plus, ils n'ont à notre sens qu'un faible intérêt d'un point de vue phylogénétique, car ils correspondent à des tendances évolutives communes à tous les Pagurides et susceptibles de se manifester dans des groupes plus ou moins éloignés.

Nous examinerons successivement ici les principaux caractères observés chez *Iridopagurus* et nous essaierons d'établir leur valeur générale dans la classification des Paguridae.

I. — PLÉOPODES PAIRS ET TUBES SEXUELS.

Un des aspects de l'évolution des Pagurides porte sur la régression, puis la disparition des pléopodes pairs, parfois même chez les mâles des pléopodes impairs, et sur la différenciation dans un assez grand nombre de genres d'organes génitaux externes chez les mâles : ce sont des tubes sexuels asymétriques, qui constituent un appareil propre au Pagurides, et dont le rôle, à notre connaissance, n'a jamais été étudié. Ces tubes n'existent pas chez les espèces dont les mâles ont conservé des pléopodes pairs, et, bien que leur fonctionnement soit inconnu, on peut supposer qu'ils jouent dans la fécondation un rôle compensant en quelque sorte la perte des gonopodes. Cependant, leur présence n'implique pas nécessairement une parenté entre les genres qui en possèdent : on en trouve en effet chez les Cénobites parmi les Coenobitoidea, et nous avons vu que les *Iridopagurus* et les *Spiropagurus* possèdent un long tube sexuel à gauche alors que les deux genres sont assez éloignés. Inversement deux genres présentant l'un des tubes sexuels, l'autre pas, peuvent être plus proches l'un de l'autre que ne le sont deux genres à tube sexuel ou deux genres qui en sont dépourvus ; ainsi par ses caractères larvaires notamment, *Catapaguroides timidus* s'apparente plus à certaines espèces du genre *Pagurus* qu'aux *Anapagurus* ou aux *Spiropagurus*.

La persistance des pléopodes pairs et l'apparition des tubes sexuels ont, certes, une valeur dans la classification, mais, à l'intérieur d'un groupe ou d'un genre, ils ne dénotent le degré d'évolution que pour cette seule série de caractères. Ceci étant admis, la forme, la position et l'orientation des tubes, très voisines en général dans toutes les espèces d'un même

genre, peuvent et doivent constituer de bons critères d'identification à ce niveau ; mais ils sont parfois insuffisants, car dans certains cas, nous l'avons vu, des espèces de genres distincts présentent des tuhes de même aspect. En outre, ils ne sont utilisables comme caractères diagnostiques que chez les mâles.

II. — FORME ET NOMBRE DES BRANCHIES.

Dans la mesure où la formule branchiale des Paguridae est connue, on peut distinguer les groupes suivants :

— Onze paires de branchies à lamelles entières, soit, de chaque côté, 10 arthrobranchies et 1 pleurobranchie : c'est le cas de la plupart des Paguridae, et celui de la famille des Lithodidae.

— Treize paires à lamelles bifides, soit 10 arthrobranchies et 3 pleurobranchies : cette formule s'observe chez *Pylopaguropsis*, *Tomopaguropsis*, *Tomopaguroides*, *Munidopagurus*, *Xylopagurus* et plusieurs genres encore non décrits ; nous désignons provisoirement l'ensemble des espèces de ce groupe sous le nom de groupe *Pylopaguropsis*.

— Dix paires à lamelles simples mais étroites : nous l'avons observé chez *Catapaguroides microps* A. Milne Edwards et Bouvier, *C. megalops* A. Milne Edwards et Bouvier, *Cestopagurus fragilis* Melin¹ et *Ostraconotus* A. Milne Edwards. Nous rangerons ces espèces dans le groupe *Ostraconotus*.

Nous nous trouvons ici encore devant un aspect de l'évolution des Pagurides, portant sur la réduction du nombre des branchies par disparition des pleurobranchies, et sur la transformation des trichobranhies en phyllobranchies.

Le nombre des branchies peut être un bon caractère de division phylétique, car dans chaque rameau, il ne descend pas au-dessous d'un minimum significatif. Ainsi, chez les Coenobitoidea, que l'on ne peut en aucun cas considérer comme moins évolués que les Paguroidea, il n'existe jamais moins de treize paires de branchies, les pleurobranchies des P2 et P3 persistent tout au long de l'évolution du groupe².

Chez les Paguroidea, par contre, seuls les plus primitifs possèdent encore des pleurobranchies sur les P2 et P3, soit treize paires au total : c'est le cas des espèces du groupe *Pylopaguropsis*. Chez la grande majorité des autres la seule pleurobranchie persistant est celle des P4. Le nombre de onze paires ainsi observé est celui que présente encore le groupe très évolué des Lithodidae. Enfin la perte de cette dernière pleurobranchie caractérise le petit rameau divergent qui a conduit à *Ostraconotus*.

1. *Catapaguroides timidus* d'une part, et *C. microps* et *C. megalops* d'autre part, appartiennent à des genres distincts, et si l'on admet *C. microps* comme espèce-type du genre (Holthuis, 1962), *C. timidus* devra être rattaché à un genre nouveau.

De même, *Cestopagurus fragilis* Melin diffère de *Cestopagurus coutieri* Bouvier, espèce-type du genre, par de nombreux caractères ; sa position systématique reste à préciser.

2. Cependant, Ortman (1892, p. 280) signale que chez *Paguristes barbatus* (Heller), il n'existe que dix paires de branchies, par disparition d'une arthrobranchie sur Pmx3 et P1, et d'une pleurobranchie sur P2.

Si le nombre définitif de branchies est donc un caractère important dans la classification, la forme des lamelles branchiales apparaît comme un caractère purement évolutif, dénué de signification phylétique : elles sont toujours divisées dans les groupes primitifs et toujours entières dans les groupes évolués, mais l'on observe parfois dans un même genre tous les intermédiaires entre les deux formes : c'est le cas pour les *Paguristes* chez les Coenobitoidea et pour les *Parapagurus* chez les Paguroidea par exemple. La forme des branchies indique donc, ici encore, un stade évolutif pour le caractère considéré.

Chez *Iridopagurus* sont associés un caractère évolué, la présence de tubes sexuels, et un caractère primitif, des branchies quadrisériées ; ceci n'a rien de contradictoire car, dans chaque rambeau, les différents caractères peuvent évoluer indépendamment.

III. — DENT ACCESSOIRE SUR L'ISCHION DES Pmx3.

Un autre caractère qui nous a paru important chez *Iridopagurus* est l'absence de dent accessoire à la *crista dentata* sur l'ischion des Pmx3.

Cette dent fait défaut chez tous les Coenobitoidea, chez lesquels, par ailleurs, les coxae des Pmx3 sont rapprochées à la base. Elle est bien développée chez les Paguridae typiques, des *Pylopaguroopsis* et genres alliés, à treize paires de branchies, aux Lithodidae, mais manque chez les *Parapaguridae* et chez les *Iridopagurus*, chez « *Eupagurus (Spiropagurus) facetus* » Melin¹ et dans le groupe *Ostraconotus*.

Chez *Parapagurus*, malgré l'absence de dent accessoire, la *crista dentata* est très développée, et l'ischion est beaucoup plus large que le mérus. Par contre, chez les *Iridopagurus* et chez l'espèce de MELIN (1939, p. 49, fig. 29) la disparition de la dent accessoire est corrélative d'une réduction de la *crista dentata* et de l'ischion, qui est à peine plus large que le mérus.

Enfin, chez *Cestopagurus fragilis* Melin (*op. cit.*, p. 46, fig. 26) et les autres espèces de ce groupe, la *crista dentata* est encore plus réduite, ne comportant qu'un petit nombre de dents irrégulières ; l'ischion est plus large que le mérus, mais il est très court.

IV. — AUTRES CARACTÈRES.

En ce qui concerne les autres pièces buccales et les antennules, leur morphologie comparée n'a été jusqu'à présent que peu étudiée dans la série des Pagurides ; les différences relevées sont assez minimes mais ces appendices devraient faire l'objet d'une étude détaillée et complète.

1. Cette espèce, pour laquelle nous établissons plus loin le genre *Anapagrides*, pouvait jusqu'à présent être considérée comme appartenant au genre *Anapagurus*. En effet, MELIN (1939, p. 20) rassemble les genres *Spiropagurus* Stimpson et *Anapagurus* Henderson dans un même sous-genre d'*Eupagurus* ; il y distingue le groupe *spiriger* (= *Spiropagurus*) et le groupe *laevis* (= *Anapagurus*) dans lequel il place son *Eupagurus (Spiropagurus) facetus*.

Ainsi, chez beaucoup de Décapodes, l'endopodite, ou palpe, de la maxillule est composé de deux articles dont le second se recourbe vers l'extérieur en s'accollant étroitement au bord antérieur de la mandibule. Chez les Pagures ce dernier article disparaît, ou persiste parfois sous forme d'un lobe glabre inarticulé, improprement appelé flagelle par certains auteurs ; sa présence est habituellement un caractère générique, mais sa signification dans l'évolution du groupe est encore obscure. L'existence de soies sur le bord distal externe du palpe semble particulière au groupe d'*Iridopagurus*.

Il n'existe un épipodite bien développé sur le basipodite des Pmx1 que chez certains Pylochelidae, considérés comme les plus primitifs des Pagures ; cet épipodite est représenté chez quelques Coenobitoidea comme *Paguristes*, par un lobe plus ou moins développé, mais chez les Paguridae que nous avons étudiés toute trace en a disparu et l'ébauche observée chez *Iridopagurus* paraît unique dans la famille.

Les P4 ont une extrémité non chélifforme chez certains genres de Pylochelidae, chez la plupart des *Paguristes*, chez *Pylopaguropsis* et plusieurs genres voisins, et chez les *Catapagurus*. L'absence de saillie du propode sur le dactyle chez *Iridopagurus*, comme dans les cas que nous venons d'énumérer, pourrait représenter un caractère primitif qui s'ajouterait à ceux que nous avons cités pour le genre mais il peut aussi bien, pour l'instant, être considéré comme un caractère de groupe, sans rapport avec son stade évolutif.

Nous avons encore mentionné, dans le genre *Iridopagurus*, l'existence de pléopodes pairs à rame externe très longue, chez les mâles comme chez les femelles ; une tendance à la réduction des pléopodes est manifeste chez les Pagures et va jusqu'à leur disparition totale chez les mâles ; ceux des femelles ont un rôle ovigère et restent bien développés. Le nombre des pléopodes impairs est habituellement de trois chez les mâles, sur les segments abdominaux 3, 4 et 5, mais le pléopode du deuxième segment abdominal est parfois conservé, comme il l'est toujours chez les femelles. L'observation comparée des pléopodes mâles dans les différents genres de Paguridae serait intéressante, leur nombre, la réduction ou la disparition de l'endopodite, leur plus ou moins grand développement pouvant représenter, soit des caractères phylétiques, soit des caractères évolutifs. Chez *Iridopagurus*, la grande longueur de l'exopodite est peut-être liée à l'ensemble des caractères primitifs du genre.

En résumé, on peut distinguer dans la famille des Paguridae trois groupes principaux :

— Le groupe *Pylopaguropsis*, avec treize paires de branchies à lamelles divisées, et une dent accessoire à la *crista dentata* sur l'ischion des Pmx3 ; souvent des pléopodes pairs sur le premier, ou le second, ou les deux premiers segments abdominaux des mâles, ou sur le premier segment des femelles, mais jamais de tube sexuel.

— Le groupe *Pagurus*, le plus nombreux, avec onze paires de branchies à lamelles habituellement larges et entières et une dent accessoire à la

crista dentata sur l'ischion des Pmx3 ; jamais de pléopodes pairs chez les mâles (sauf chez *Tomopagurus*), quelquefois une paire sur le premier segment abdominal chez les femelles ; plusieurs genres munis de tubes sexuels.

— Le groupe *Ostraconotus*, avec dix paires de branchies à lamelles entières et étroites ; ischion des Pmx3 réduit, dépourvu de dent accessoire ; au moins un tube sexuel chez les mâles¹.

Affinités du genre *Iridopagurus*.

L'espèce décrite qui présente le plus d'affinités avec *Iridopagurus* nous paraît être « *Eupagurus (Spiropagurus) facetus* » Melin ; en plaçant cette espèce dans le « groupe *laevis* » (c'est-à-dire parmi les *Anapagurus*, cf. supra, p. 260, note) eet auteur indique qu'elle possède un tube sexuel à gauche, qu'il ne mentionne pas dans sa description ; mais les illustrations qu'il donne de l'antennule et de la base des Pmx3 (*op. cit.*, p. 49, fig. 28 et 29) montrent la similitude de ces appendices avec ceux d'*Iridopagurus* ; nous avons nous-même identifié, parmi les Pagures récoltés dans l'Indopacifique par l'*Albatross* et le *Siboga*, une espèce très proche de l'espèce de MELIN, sinon identique, et constaté qu'elle possède des branchies à lamelles divisées et un palpe maxillaire de même type que celui de notre nouveau genre ; elle ne peut cependant y être incluse, car elle en diffère par son rostre plus développé (MELIN, p. 49, fig. 27), par la forme de ses chélicèdes et pattes ambulatoires, par son unique tube sexuel gauche long et arqué, terminé par une touffe de soies. Nous proposons pour cette espèce, et pour deux autres, nouvelles, de la même région, le genre *Anapagrides*, dont la diagnose est la suivante :

Rostre long, triangulaire, saillies latérales acuminées. Écailles oculaires simples et aiguës. Écaille antennaire courte, droite. Ischion des Pmx3 dépourvu de dent accessoire. Chélicèdes dissymétriques, le droit plus long et plus fort que le gauche. Pattes ambulatoires incrmes ou faiblement épincuses. Chez les mâles, un tube sexuel à gauche, long, grêle, contourné, terminé par une touffe de soies. Trois pléopodes impairs uniramés chez les mâles, quatre chez les femelles. Onze paires de branchies à lamelles bifides.

Espèce-type : *Anapagrides facetus* (Melin).

Enfin, nous avons distingué au moins un autre genre nouveau, qui présente également un tube sexuel à gauche, et dont les antennules, le palpe maxillaire, l'ischion des Pmx3 et les branchies sont analogues à ceux d'*Iridopagurus* et d'*Anapagrides*.

L'ensemble de ces trois genres constitue une unité systématique, dont il nous est encore difficile de préciser la position parmi les Paguridae. L'on peut provisoirement les rapprocher du groupe *Ostraconotus* que nous avons défini ci-dessus (v. supra), l'absence de dent accessoire et la réduction de l'ischion étant leur caractéristique commune, et l'ensemble de

1. Il existe en effet un tube sexuel chez *Ostraconotus spatulipes*, qui n'a pas été signalé par MILNE EDWARDS et BOUVIER.

ses caractères primitifs permettant de considérer *Iridopagurus* comme une forme moins évoluée, avec encore onze paires de branchies. Mais, il faut observer que, dans les genres du groupe *Ostraconotus*, il existe un long tube sexuel à droite tandis que dans le groupe *Iridopagurus* le tube le plus long est à gauche ; une révision de l'ensemble des genres de Paguridae à tube sexuel est nécessaire pour évaluer l'importance systématique de cette divergence.

Il est également possible que la réduction de l'ischion des Pmx3, avec perte de la dent accessoire, ait apparu séparément dans deux groupes sans lien de parenté. L'étude de l'ensemble des genres en cause pourra seule confirmer, ou infirmer, notre hypothèse.

Nous concluons en soulignant l'intérêt qu'il y a de distinguer, dans la systématique des Décapodes, deux séries de caractères ; en premier lieu, certains caractères de morphologie externe très apparents, qui permettent la distinction des genres et des espèces, et dont la connaissance présente un intérêt pratique certain ; ce sont, pour les Pagurides, la forme et l'ornementation de la carapace, des chélicèdes et des pattes ambulatoires, de l'abdomen et du telson, et les dimensions relatives des différents appendices ; leur étude généralisée devrait permettre une meilleure définition générale chez les Paguridae. Mais, chez des animaux dont l'habitat est si spécialisé et où les convergences sont fréquentes, ces caractères souvent adaptatifs tendent à masquer les liens phylogénétiques. Il est nécessaire, pour établir une classification basée sur les affinités réelles des différents groupes, de faire appel à une seconde série de caractères, souvent négligés, sur lesquels l'adaptation joue moins : tels sont ceux qui portent sur la structure des pièces buccales, sur les branchies et peut-être aussi sur les pléopodes.

RÉSUMÉ.

Dans ce travail est discutée la valeur phylogénétique des caractères utilisés dans la systématique des Paguridae, famille que l'auteur divise provisoirement en trois groupes : le groupe *Pylopaguropsis*, à treize paires de branchies, le groupe *Pagurus*, à onze paires de branchies, et le groupe *Ostraconotus*, à dix paires de branchies.

Le genre *Iridopagurus* est étroitement apparenté à une espèce indopacifique, pour laquelle est établi un nouveau genre, *Anapagrides*, dont une diagnose est donnée. La position systématique de ces deux genres est encore incertaine, mais leur appartenance au groupe *Ostraconotus* est envisagée.

ADDENDUM. — Dans notre travail précédent sur le genre *Iridopagurus* nous avons omis de citer la mention faite par GLASSELL (1937, p. 263) d'*Iridopagurus occidentalis* (Faxon). Si l'auteur ne donne pas de précisions sur la morphologie de l'espèce, cette référence étend la distribution de celle-ci du Golfe de Panama au Golfe de Californie (27° N) ; ses limites bathymétriques connues sont maintenant 64 mètres, au lieu de 94 mètres, et 120 mètres.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUVIER, E. L., 1897. — Sur deux Paguriens nouveaux trouvés par M. Coutière dans les récifs madréporiques, à Djibouti. *Bull. Mus. Hist. nat.*, **6**, pp. 229-233, fig. 1-6.
- 1940. — Décapodes Marcheurs. Faune de France, **37**, Paris, pp. 1-399, 222 fig., 14 pl. h. t.
- FAXON, W., 1893. — Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U. S. Fish Commission steamer « Albatross », during 1891, Lieut. Commander Z. L. Tanner, U. S. N., commanding. VI. Preliminary descriptions of new species of Crustacea. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, **24**, pp. 149-220.
- 1895. — Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands, in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish Commission steamer « Albatross », during 1891, Lieut.-Commander Z. L. Tanner, U. S. N., commanding. XV. The stalk-eyed Crustacea. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard*, **18**, pp. 1-292, pl. A-K, 1-56.
- FOREST, J., 1966. — Campagne de la *Calypso* au large des côtes atlantiques de l'Amérique du sud (1961-1962). (Première partie). 1. Compte rendu et liste des stations, *Ann. Inst. océanogr.*, **44**, pp. 329-350, fig. 1, 2.
- GLASSELL, S. A., 1937. — The Templeton Crocker Expedition. XI. Hermit Crabs from the Gulf of California and the West Coast of Lower California. *Zoologica*, New York, **22**, pp. 241-263.
- HAAK, W. de, 1833-1850. — Crustacea. In : P. F. de Siebold, Fauna Japonica sive Descriptio animalium, quae in itinere par Japoniam, jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava Imperium tenent, suscepto, annis 1823-1830 collegit, notis, observationibus et adumbrationibus illustravit, pp. 1-XVII, 1-XXXI, 1-244, pl. 1-55, A-Q, 1, 2.
- HENDERSON, J. R., 1886. — The Decapod and Stomatopoda Crustacea of the Firth of Clyde. *Trans. nat. Hist. Soc.*, Glasgow, 1885 (1886), pp. 315-353.
- HOLTHUIS, L. B., 1962. — Forty-seven genera of Decapoda (Crustacea) ; proposed addition to the official list. Z. N. (S.) 1499. *Bull. zool. Nomencl.*, **19**, pp. 232-253.
- MAKAROV, V. V., 1938. — Crustacés, Vol. X, n° 3. Décapodes Anomures. In : Faune de l'U.R.S.S., Moscou et Leningrad. *Inst. Zool. Acad. Sci. U. R. S. S.*, n. s., **16**, pp. 1-x, 1-324, fig. 1-113, pl. 1-5.
- MACDONALD, J. D., PIKE, R. B. & WILLIAMSON, D. I., 1957. — Larvae of the British species of *Diogenes*, *Pagurus*, *Anapagurus* and *Lithodes* (Crustacea Decapoda). *Proc. Zool. Soc. London*, **128**, pp. 209-257, fig. 1-11.
- MELIN, G., 1939. — Paguriden und Galatheiden von Prof. Dr. Sixten Bock's Expedition nach den Bonin-Inseln, 1914. *Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, ser. 3, pp. 1-119, fig. 1-71.
- MIERS, E. J., 1881. — On a collection of Crustacea made by Baron Herman Maltzan at Goree Island, Sengambia. *Ann. Nat. Hist.*, London, (5), **8**, n°s 45-47, pp. 204-220, 259-281, 364-377, pl. 13-16.

- MILNE EDWARDS, A., 1880. — Reports on the Results of Dredging under the Supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, and in the Caribbean Sea, 1877, '78, '79, by the U. S. Coast Survey Steamer « Blake », Lieut.-Commander C. D. Sigsbee, U. S. N., and Commander J. R. Bartlett, U. S. N., Commanding, VIII. Études préliminaires sur les Crustacés, 1^{re} Partic. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, **8**, pp. 1-68, pl. 1-2.
- & Bouvier, E. L., 1892. — Observations préliminaires sur les Paguriens recueillis par les Expéditions françaises du « Travailleur » et du « Talisman ». *Ann. Sci. Nat. (Zool.)*, sér. 7, **13**, pp. 185-226.
- — 1893. — Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), in the Caribbean Sea (1878-79), and along the atlantic coast of the United States (1880), by the U. S. Coast Survey steamer « Blake », Lieut-Com. S. D. Sigsbee, U. S. N., and Commander J. R. Bartlett, Commanding. XXXIII. Description des Crustacés de la famille des Paguriens recueillis pendant l'Expédition. *Mem. Mus. Comp. Zool., Harvard*, **19**, n° 3, pp. 1-172, pl. 1-12.
- MOUCHET, S., 1931. — Spermatophores des Crustacés Décapodes Anomoures et Brachyoures et castration parasitaire chez quelques Pagures. *Ann. Stat. Océanogr. Salammbô*, **6**, pp. 1-203, fig. 1-152, pl. 1-7.
- ORTMANN, A., 1892. — Die Decapoden-Krebsen des Strassburger Museum. Zool. IV. Theil. Die Abtheilungen Galatheidica und Paguridea. *Zool. Jahrb. Syst.*, **6**, pp. 241-326, pl. 11-12.
- PROVENZANO, A. J., 1961. — Pagurid Crabs (Decapoda Anomura) from St. John, Virgin Islands, with descriptions of three new species. *Crustaceana*, **3**, pp. 151-166, fig. 1-3.
- RABAUD, E., 1941. — Recherches sur l'adaptation et le comportement des Pagures. *Arch. Zool. expér. gén.*, **82**, pp. 181-285, fig. I-XXIV.
- ROUX, P., 1828-1830. — Crustacés de la Méditerranée et de son littoral. Paris et Marseille. (1828, pl. 1-10, 1829, pl. 11-15, 1830, pl. 16-45).
- STIMPSON, W., 1858. — Prodrumus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers ducibus, observavit et descripsit. Pars VII. Crustacea Anomura. *Proc. Acad. Nat. Hist. Sci. Philadelphia*, **10**, pp. 225-252.
- 1859. — Notes on North American Crustacea. N° 1. *Ann. Lyc. nat. Hist. New-York*, **7**, pp. 49-93, pl. I.
- WILLIAMS, Austin B., 1965. — Marine Decapod Crustaceans of the Carolinas. *Fish. Bull.*, **65**, 1, pp. 1-XI, 1-298, fig. 1-252.